

Lejons optimala gruppstorlek med hänsyn till jakt och reproduktion



Sofia Carlin

*Uppsala
2015*

Kandidatarbete 15 hp inom veterinärprogrammet

Kandidatarbete 2015:78

Lejons optimala gruppstorlek med hänsyn till jakt och reproduktion

The optimal group size of lions considering hunting success and reproduction

Sofia Carlin

Handledare: Jens Jung, institutionen för husdjurens miljö och hälsa

Examinator: Eva Tydén, institutionen för biomedicin och veterinär folkhälsovetenskap

Kandidatarbete i veterinärmedicin

Omfattning: 15 hp

Nivå och fördjupning: grund nivå, G2E

Kurskod: EX0700

Utgivningsort: Uppsala

Utgivningsår: 2015

Elektronisk publicering: <http://stud.epsilon.slu.se>

Serienamn: Veterinärprogrammet, examensarbete för kandidatexamen / Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för biomedicin och veterinär folkhälsovetenskap

Delnummer i serie: Kandidatarbete 2015: 78

Nyckelord: Gruppstorlek, lejon, optimal

Key words: Group size, lion, optimal

Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap
Institutionen för biomedicin och veterinär folkhälsovetenskap

INNEHÅLLSFÖRTECKNING

| | |
|-----------------------------------|----|
| Sammanfattning..... | 1 |
| Summary..... | 2 |
| Inledning..... | 3 |
| Material och metoder..... | 3 |
| Litteraturöversikt..... | 4 |
| Den sociala organisationen..... | 4 |
| Varför lever lejon i flock?..... | 4 |
| Hur ser en optimal grupp ut?..... | 5 |
| Honorna i flocken..... | 5 |
| Daghem..... | 6 |
| Hanarna i flocken..... | 6 |
| Emigrering..... | 7 |
| Ungkarlsgrupper..... | 7 |
| Inavel..... | 8 |
| Jaktstrategier..... | 8 |
| Diskussion..... | 9 |
| Litteraturförteckning..... | 13 |

SAMMANFATTNING

Att leva i flock har flera fördelar, men trots detta är lejon det enda flocklevande kattdjuret. Flocken består av en grupp besläktade honor och deras ungar som domineras av en grupp hanar. Individerna är ofta utspridda i reviret i mindre grupper. I den här studien har jag undersökt om det finns någon optimal gruppstorlek och hur den i sådana fall ser ut, både ur reproduktions- och jaktsynpunkt. I litteraturen jag har läst är det flera olika faktorer som anses vara viktiga och som påverkar antalet gruppmedlemmar, vilka beskrivs och diskuteras här i arbetet.

Emigrering är en viktig del för att förhindra inavel och både honor och hanar undviker parningar med nära släktingar. Till skillnad från honorna lämnar alla hanar alltid sin födelseflock då de har fler fördelar av det eftersom deras reproduktionsframgång begränsas av antalet honor de parar sig med. Eftersom de inte parar sig med nära släktingar tvingas de att emigrera vilket även är orsaken till att de flesta hanar inte tillhör någon flock utan istället förflyttar sig mycket, antingen ensamma eller i grupp. Alla större hangrupper som leder en flock med honor är närbesläktade på grund av den inkluderade fitnessen. För hanarna är gruppstorleken avgörande för att ha chans att ta över och stanna i en flock. När en hangrupp tar över en flock dödas de yngsta ungarna för att honorna ska komma i östrus fortare. För honorna är det en fördel att stanna i födelseflocken där de känner till både viloplats och jaktmarker vilket är viktigt för att kunna ta hand om sina avkommor. I stora flockar har honorna även sina ungar i daghem för att ta hand om och beskydda ungarna gemensamt, främst mot främmande hanar.

Ytterligare en anledning till att lejon lever i flock är för att jaga i grupp och kunna fälla större bytesdjur. Det är vanligtvis honorna som sköter det mesta av jakten men de kan ha olika strategier angående jakten. Hanarna jagar inte i samma utsträckning men de kan hjälpa till när honorna jagar större byten. Jaktframgången ökar med gruppstorleken men bytet måste då delas på fler individer, det optimala vore därför att jaga i par. Att lejon trots detta jagar i något större grupper kan förklaras av en större reproduktionsframgång.

Det är svårt att avgöra hur den optimala gruppstorleken ser ut eftersom den påverkas av olika faktorer. Ofta lever lejonen i alltför stora grupper vilket påverkar deras födointag och reproduktionsframgång negativt. Eftersom de lever med nära släktingar kan de trots detta ändå ha fördelar av samarbetet tack vare den inkluderande fitnessen.

SUMMARY

Living in groups has many advantages but despite this, lions are the only feline that live in groups. The pride consists of related females, their offspring and a group of adult males. The pride members often form smaller groups within the pride which are outspread in the territory. In this study, I investigated whether there is an optimal group size, from both a reproductive and a hunting point of view. In the literature I have found several factors that are considered as important and effects the number of group members, which are described in this essay.

Emigration is important to prevent inbreeding and both females and males avoid mating with close relatives. Unlike females, all males always leave their natal pride. They have more advantages of leaving than females because their reproductive success is limited by the number of females they can mate with. Because they do not mate with close relatives the males are forced to emigrate which is also the reason why most males do not belong to any pride but instead moves much, either alone or in groups. All larger coalitions consist of close relatives due to the inclusive fitness. For males, the group size is critical to control a pride. During male takeovers the youngest cubs are killed so the females reach oestrus faster. The females have advantages of staying in their natal pride because there they have knowledge of both resting places and hunting grounds, which is important to be able to take care of their offspring. In large prides females nurse their cubs together and protect them from foreign males.

Another reason why lions live in prides is because of group hunting and be able to kill larger preys. Females do most of the hunting and they have different strategies how to hunt. Males do not hunt as much as the females do but they can help them when they are hunting bigger preys. The hunting success is greater in bigger groups but the prey must be divided between more individuals. Hence, it would be optimal to hunt in pairs. Even so lions usually hunt in somewhat larger groups which can be explained by a greater reproductive success.

It is difficult to estimate the optimal group size since it is affected by various factors. Lions often live in groups that are bigger than their optimum which affects their food intake and reproductive success adversely. Since lions live with their close kin they still have benefits of cooperation through the inclusive fitness.

INLEDNING

Lejon (*Panthera leo*) är det enda kattdjuret som lever och jagar i flock. Det finns olika förklaringar till varför socialitet är viktigt för lejonen. Vissa menar att flocken enbart finns för gruppjaktens skull (Mosser & Packer, 2009). Andra menar att flocken också är viktig för försvaret av ungar och revir (Haas *et al.*, 2005). De flesta studier som har gjorts på lejon är observationsstudier (Haas *et al.*, 2005).

Ofta lever lejonen i alltför stora grupper för både optimal jakt-och reproduktionsframgång (Rodman, 1981). Lejonens jaktstrategier är avgörande för att kunna fånga och döda ett byte men taktiken skiljer sig mellan honor och hanar (Scheel & Packer, 1991). De andra kattdjuren jagar ensamma men enligt Rodman (1981) når lejon den högsta födoeffektiviteten vid jakt i par.

Syftet med arbetet är att undersöka hur lejonens flockbeteende är och vilka fördelar och nackdelar som finns med att samarbeta. I min litteraturstudie har jag tittat närmare på om det finns någon optimal gruppstorlek och hur den i sådana fall ser ut. Jag har även undersökt vilka faktorer som påverkar gruppstorleken och jämfört den optimala storleken ur reproduktions- och jaktsynpunkt.

MATERIAL OCH METODER

De artiklar som har använts har jag främst hittat via *Science Direct*, *Google Scholar* och *Pubmed*. Vissa artiklar har påträffats genom andra artiklars referenslistor.

I mina sökningar har jag använt mig av följande sökord: *Panthera leo group behavior*, *Panthera leo hunting*, *pride size*, *optimal group size*.

LITTERATURÖVERSIKT

Den sociala organisationen

Lejon är det enda flocklevande kattdjuret (Werdelin & Ebenhard, 2015). De lever i så kallade fission-fusion grupper vilket innebär att flockarna kan slås samman eller splittras. Beroende på omgivningens förhållanden justeras antalet medlemmar (Breed & Moore, 2011) och de kan innefatta upp emot 25 individer (Werdelin & Ebenhard, 2015). Flocken består av en grupp besläktade honor och deras ungar som domineras av en koalition av immigrerande hanar som vanligtvis är bröder (Kilian & Bothma, 2003).

VanderWaal med flera (2009) definierar de individer som är under 18 månader som ungar och 18-48 månader som unga vuxna. Vid fyra års ålder räknas lejon som vuxna, då har de oftast fått sin första kull (VanderWaal *et al.*, 2009). Hanarna försvarar flocken och har samtidigt rätt att para sig med honorna. Flocken är ofta utspridd i reviret i mindre grupper, vanligtvis bestående av fem individer (Werdelin & Ebenhard, 2015). Lejonens aktiva tid spenderas på jakt, omvårdnad av ungarna och försvar av reviret (Haas *et al.*, 2005), dock spenderar varje vuxen individ mycket tid för sig själv (Pusey & Packer, 1987).

Unga honor rekryteras vanligtvis till moderns flock men upp till en tredjedel etablerar nya flockar, ibland tillsammans med en vuxen hona (VanderWaal *et al.*, 2009). En flock splittras nästan aldrig. Skulle det ske beror det på att flocken har blivit för stor på grund av rekrytering vilket leder till att den individuella reproduktionsframgången minskar (VanderWaal *et al.*, 2009).

Varför lever lejon i flock?

Att leva i flock ger ökat skydd för den individuella honan och hennes avkommor och större jaktframgång (Haas *et al.*, 2005). Alla lejon lever inte i flock, det finns både honor och hanar som lever ensamma. Ensamma honor lever ofta i ett bestämt område, ofta i anslutning till födelseflockens revir, medan hanarna är kringflyttande (Kilian & Bothma, 2003).

En flock kan bildas vid tre olika sammanhang: vid hanliga övertaganden, när mödrar får en ny kull eller när honorna blir vuxna och faderns koalition fortfarande leder flocken (Pusey & Packer, 1987). Honor formar enbart sociala grupper om det är till deras fördel. Socialitet hos karnivorer är kopplat till jaktsamarbete (Wittenberger, 1980). Andra faktorer som påverkar lejonens gruppering är bland annat försvar av ungar, försvar av reviret och honornas reproduktionsmönster (Haas *et al.*, 2005).

Samverkande beteende kan utvecklas genom en av tre vägar; släktskapsselektion, reciprocitet och mutualism (Grinnell *et al.*, 1995). Reciprocitet innebär att en positiv handling besvaras av en positiv eller att en negativ handling besvaras av en negativ (Ovesen, 2015). Mutualism är en relation mellan två arter där båda har fördelar av relationen (Ulfstrand, 2015). Samarbete med nära släktingar ökar den inkluderande fitnessen och överväger ett ensamt levnadssätt. Inkluderande fitness innebär summan av direkt- och indirekt fitness (Grinnell *et al.*, 1995). De två grundkomponenterna för fitness är överlevnadsförmåga och fortplantningskapacitet (Ulfstrand, 2015).

Hur ser en optimal grupp ut?

Optimal gruppstorlek kan definieras som den storlek som resulterar i maximal individuell fitness (Sibly, 1983). Den optimala gruppstorleken kan variera för olika individerna i lejonfloeken (Wittenberger, 1980). Flockstorleken är som minst i torra områden med begränsad tillgång på bytesdjur (Haas *et al.*, 2005). I de minsta flockarna har honorna mycket låg reproduktionsframgång, eftersom det krävs samarbete mellan ett flertal individer för att fälla dem större hovdjuren. I de större flockarna ökar däremot konkurrensen om bytet vid gemensam jakt (Ranta & Kaitala, 2005).

Den reproduktiva framgången är som störst om gruppen består av 3-6 honor på de öppna gräsyrtorna och 3-11 i skogsmarker jämfört med både större och mindre flockar (VanderWaal *et al.*, 2009; Wittenberger, 1980). Överstiger antalet 10 honor på grund av rekrytering av 1-3 unga lejon är det troligt att de unga individerna kommer lämna flocken istället. Rör det sig om 1-2 individer kommer de antagligen stanna kvar i flocken för att undvika att leva i en suboptimal flock (Wittenberger, 1980).

Sammanlutningar av obesläktade hanar är aldrig större än tre individer. Är gruppen större än så består den alltid av nära släktingar (Díaz-Muñoz *et al.*, 2014). Att de ensamma inte bildar större grupper beror på den genetiska självbevaringen. I större grupper är det några hanar som blir fäder till de flesta ungarna och hanarna måste därför väga oddsen att kunna ta över en flock mot att faktiskt få para sig (Packer & Pusey, 1997).

Wittenberger (1980) beskriver att gruppstorleken begränsas av födotillgängligheten och att antalet slagsmål bland de vuxna lejonerna ökar vid födobrist. Många vuxna lejon dör på grund av dessa slagsmål vilket inte sker hos andra gruppjagande karnivorer. Hos hyenor och vargar sker konkurrensen snarare i form av att äta snabbare än att slåss (Wittenberger, 1980).

Större flockar har färre dödsfall, skador på lejonhonorna och bättre reproduktionsframgång, medan de flockar med många övertaganden har högre dödlighet (Mosser & Packer, 2009). Studier på primater har visat att gruppstorleken ökar när det finns en ökad risk och utsatthet för inkräktare, till exempel i öppna habitat. Honor i små flockar blev i större utsträckning sedda ensamma på riskplatser jämfört med honor i större flockar men man har inte sett något statistiskt samband mellan flockstorlek och revirstorlek (Mosser & Packer, 2009).

En liten flockstorlek kan bero på födobrist, små bytesdjur samt på hög konsumtion per capita (Bauer *et al.*, 2003). Även hos varg har man sett att flocken är större än vad som är optimalt för individen (Rodman, 1981).

Honorna i flocken

Medianåldern för honor att få sin första överlevande kull är fyra år (Haas *et al.*, 2005) men de kan para sig så tidigt som vid 26 månader och föda vid 30 månader (Hanby & Bygott, 1987). Reproduktionen minskar vid 11 år och vid 15 års ålder slutar de reproducera sig (Haas *et al.*, 2005). Studier har visat att honor kan bli upp till 18 år gamla (Mosser & Packer, 2009).

Honorna investerar mer i den individuella avkomman än vad hanarna gör och får fler fördelar av att stanna i sitt födelseområde. Där har de vetskap om vart bland annat viloplats och föda finns vilket är viktigt (Spong *et al.*, 2002). De unga honorna blir antingen kvar i sin födelseflock eller så bildar de en ny flock tillsammans med andra medlemmar från den

tidigare flocken (Pusey & Packer, 1987). Normalt går honor aldrig mellan flockar eller bildar nya grupper med honor från andra flockar. Vuxna lejonhonor emigrerar sällan, men om det sker är det tillsammans med unga individer eller om flocken splittras (Kilian & Bothma, 2003).

Unga honor som jagas bort av hanar bildar antingen en ny flock eller håller sig i periferin och ansluter sig till flocken när de är tillräckligt gamla för att para sig (Pusey & Packer, 1987). Honor som inte är kapabla att para sig med de nya hannarna flyr ofta för att undvika att bli attackerade eller dödade av hanarna. Tidig parning med dessa honor resulterar inte i några ungar utan tros vara en sociosexuell mekanism för att behålla dem i flocken (Hanby & Bygott, 1987).

I flocken är det honorna som skyddar vilo- och skyddsområden, jaktmarker och vattenhål från andra flockar (Haas *et al.*, 2005). Typiskt för honliga flockmedlemmar är att alla har samma tillgång till bytet eftersom det inte finns någon social dominans mellan honor i samma flock (Scheel & Packer, 1991).

Daghem

Honorna föder i hemlighet och håller sin kull gömd i minst en månad, då ungarna är orörliga och sårbara för predatorer, framförallt främmande lejonhanar (Haas *et al.*, 2005). Kullstorleken varierar vanligtvis från en till fyra ungar. Alla ungar som föds i en flock med mindre än ett års åldersskillnad bildar en grupp (Haas *et al.*, 2005). Gruppen uppfostras gemensamt efter 4-6 veckors ålder i ett så kallat daghem (VanderWaal *et al.*, 2009). Daghemmet brukar bestå av fyra till fem honor och förekommer bara i större flockar (Packer *et al.*, 1990). Ungarna stannar i denna grupp upp till 2 års ålder, sedan lämnar de gruppen eftersom modern börjar para sig igen (Haas *et al.*, 2005). Honorna ger di framförallt till sina egna ungar men också till de mest närbesläktade, andra ungar avvisas. Har en hona få ungar ger hon i större utsträckning di till andras ungar (Haas *et al.*, 2005). En unge som vill dia från en annan hona än sin moder väntar ofta tills honan sover eller är distraherad (Packer & Pusey, 1997).

När honorna har sina ungar gemensamt tillbringar de mycket mer tid tillsammans än vad de vanligtvis gör. Troligtvis får de även ett minskat födointag på grund av att de bildar en för stor jaktgrupp (Pusey & Packer, 1987). Under de första två levnadsåren är dödligheten hos ungarna upp mot 80 % (Werdelin & Ebenhard, 2015). Dödligheten hos ungarna beror främst på svält och sjukdom (Wittenberger, 1980) men infanticid förekommer också (Haas *et al.*, 2005). En hane är nästan 50 % större än en hona vilket resulterar att honorna vanligtvis förlorar i en en-mot-en-situation. Tillsammans har honorna större chans att skydda ungarna mot en hane (Packer & Pusey, 1997).

Hanarna i flocken

En stor del av hanarna i lejonpopulationen tillhör inte någon flock utan förflyttar sig mycket, antingen ensamma eller i grupp, tills de tar över en egen flock (Mosser & Packer, 2009). För att kunna ta över en flock är det viktigt att de håller ihop eftersom kampen om en flock är starkt beroende av gruppstorleken (Grinnell & McComb, 2001). Medianåldern för hanar att bli bosatta i en flock är fyra år (Haas *et al.*, 2005). Spermatogenesen börjar vid 26-34 månaders ålder och det är vid denna tidpunkt hanen emigrerar från födelseflocken (Hanby & Bygott, 1987). Fullständig fysisk utveckling har hanarna inte uppnått förrän vid fem eller sex

års ålder. Hanar kan producera livskraftig sperma vid 16 års ålder men det är få äldre hanar som har tillgång till en flock (Hanby & Bygott, 1987). I flocken patrullerar de för att skydda flocken mot inkräktare (Haas *et al.*, 2005).

Emigrering

Hos alla andra kattdjur lämnar de unga individerna modern och kullsyskonen men hos lejonen kan döttrarna leva tillsammans med sin moder hela livet. De kan även fortsätta att ha kontakt med sina kullsyskon trots att de har emigrerat från flocken. Ungefär en tredjedel av alla honor lämnar flocken för att bilda en ny (Hanby & Bygott, 1987). Hanar lämnar alltid flocken, vanligen vid fyra års ålder (Mosser & Packer, 2009). Hos de flesta däggdjur som lever i polygyni sprider hanarna sig längre bort än honorna (Bygott *et al.*, 1979). Det beror på att honorna har fler fördelar av filopatri, vilket innebär att återvända till samma plats för att para sig eller jaga, och fler nackdelar med att emigrera än vad hanarna har. Hanarnas reproduktionsframgång begränsas av hur många honor de parar sig med och därför är det en fördel för dem att emigrera och söka sig till större flockar (Bygott *et al.*, 1979). Populationstätheten kan påverka emigrationen, speciellt hos honor, och om det blir för trångt i området är det fler som emigrerar permanent. Honorna som lämnar flocken gör det innan de fått sin första kull (Hanby & Bygott, 1987).

Ungkarlsgrupper

Grupper med hanar består vanligtvis av obesläktade individer (Bygott *et al.*, 1979). Obesläktade hanar bildar endast mindre grupper bestående av två eller tre hanar, alla större sammanslutningar består enbart med närbesläktade hanar. Den enda fördelen för en hane som inte får para sig i en stor grupp av hanar är indirekt fitness (Grinnell *et al.*, 1995).

Hanar samarbetar för att upprätthålla sin tillgång till honorna (Bygott *et al.*, 1979). Hanarna tenderar att vakta sin hona genom hela östrus, 2-4 dagar, för att undvika att övriga gruppmedlemmar ska para sig med henne. Detta resulterar i att hanen blir far till en hel kull och att mixade faderskap inte är speciellt vanligt (Packer *et al.*, 1991). Hangrupperna större än fyra individer har nästan alltid större framgång med att ta över en flock jämfört med en mindre grupp (Bygott *et al.*, 1979). Stora sammanslutningar har även bättre chans att stanna i flocken en längre tid och få fler överlevande avkommor (Grinnell *et al.*, 1995). Stora hangrupper kan efter två år i en flock även ta över en eller fler grannflockar (Bygott *et al.*, 1979).

Det sker intensiva kamper mellan grupperna av hanar och det är ofta en liten del av dem som får säte i flockarna (Díaz-Muñoz *et al.*, 2014). Vissa lyckas stanna så pass länge att de hinner uppfostra en kull med ungar vilket är nödvändigt för reproduktionsframgången (Grinnell *et al.*, 1995). När en ny grupp hanar tar över en flock jagar de bort de tidigare hanarna, honor som är för unga för att fortplanta sig och dödar de små ungarna (Trinkel *et al.*, 2008). Tar hanarna över en flock de har släktingar i dödar hanarna inte deras ungar (Pusey & Packer, 1987).

Stora grupper verkar ha svårare att hålla ihop när de inte är bosatta jämfört med mindre grupper. När en grupp splittras verkar de förlora bekantskapen med varandra (Pusey & Packer, 1987). Bästa sättet att mäta reproduktionsframgång är antalet överlevande avkommor vilket är relaterat till antalet gruppmedlemmar (Bygott *et al.*, 1979). Hanarna försvarar sina avkommor mot andra hanar och ser till att de får rikligt med föda. När hanen är borta är det en

fördel för honorna och ungarna eftersom de får tillgång till mer föda (Funston *et al.*, 1998).

Inavel

Ett stort orosmoment inom bevarandekologin är inavel och hur man ska undvika inavelsdepression i små populationer. För att undvika inavel är två faktorer viktiga: totalantalet flockar och hanarnas spridningsgrad. För att behålla en utavlad lejonpopulation krävs det minst 50 flockar men 100 är att föredra (Björklund, 2003). Om 5 % av hanarna skulle stanna kvar i sin ursprungsflock leder detta till en kraftig ökning av inavelsgraden. Även om lejonen lever i ett stort område kommer inaveln öka om det finns spridningsbegränsningar (Björklund, 2003).

Vuxna lejonhonor låter sig paras med hanar från grannflockar och kringflyttande hanar vilket gör inavel mycket sällsynt (Wildt *et al.*, 1987). Parning mellan honor och medlemmar av faderns grupp är ovanligt men om det sker är det tillsammans med den minst besläktade hanen. Enligt Pusey och Packer (1987) lämnar honorna hellre flocken tillfälligt för att para sig med kringflyttande hanar än att para sig med faderns grupp. Det finns även döttrar som lämnar flocken utan att återvända för att undvika inavel. De beskriver också att hanarna inte parar sig med sina mödrar eller systrar. När hanens ungar är 10-28 månader anser Pusey och Packer (1987) att hanen frivilligt borde överge flocken för en ny, även om den är mindre, eftersom ungarna i den åldern har goda chanser att överleva ett nytt övertagande. (Pusey & Packer, 1987)

Sambandet mellan miljö och inavel har jämförts mellan population i Ngorongorokrater (ca 100 individer) och Serengeti (ca 2000-3000 individer) (Pusey & Packer, 1987). I Serengeti sker både emigration och immigration av hanar. I Ngorongorokrater däremot lämnar en del honor och hanar området men immigration har inte påvisats (Kissui & Packer, 2004). På grund av isolering, begränsat antal hanar och den genetiska flaskhalsen orsakad av ett sjukdomsutbrott är Kraterpopulationen mer inavlad än Serengetipopulationen (Munson *et al.*, 2008). Inavel orsakar en nedsatt reproduktionsframgång och livsduglighet på grund av ökad grad av homozygoti (Säll & Mandahl, 2015). Pusey och Packer (1987) såg att hanarna i kraterpopulationen har mindre testiklar, lägre testosteronnivåer och högre grad av missbildade spermier. Honornas reproduktionsframgång har också undersökts i Ngorongoro. Honor med misstänkt fader-dotter parning hade lägre överlevnad bland sina ungar och mindre kullar jämfört med honor som inte hade sina manliga släktingar i samma flock (Pusey & Packer, 1987).

Både lejon- och vargflockar består av släktingar (Rodman, 1981). En vargflockkärna utgörs av ett dominant alfapar och resterande medlemmar är vanligtvis deras avkommor från olika kullar. I denna typ av flock är släktskapet ofta högt, med en koefficient över 0,5, vilket ökar risken för inavel. Lejonhonor har ett släktskap på 0,1 till 0,2 och lejonhanar minst 0,2 (Rodman, 1981).

Jaktstrategier

Att äta är nödvändigt för alla djur och Coulson (2007) menar därför att man kan anta att varje individ gör allt för att maximera sitt födointag. Lejon lever i flock för att kunna döda större byten som en ensam individ inte skulle klara av (Ruch, *et al.*, 2014). Trots det visar många studier att födointaget minskar med ökande gruppstorlek eftersom bytet ska delas med resten av flocken (Coulson, 2007). Gruppstorleken är stabil oavsett vilket byte lejonen jagar (Packer

et al., 1990). Lejon når den högsta individuella effektiviteten av födosök i grupper om två oavsett storleken på bytet. I grupper om tre har lejonen svårt att klara sig på en Thomsons gasell eftersom det individuella födointaget skulle bli för lågt (Rodman, 1981). Genomsnittligt födointag ligger på 8,5 kg per hona och dag (Packer *et al.*, 1990). Lejonhonor sköter det mesta av jakten och detta sker vanligtvis i grupp (Funston, *et al.*, 1998). Honorna i flocken kan ha olika jaktstrategier, vissa väljer att avstå medan andra anpassar eller fullföljer jakten (Scheel & Packer, 1991). Frestelsen att ta någon annans byte ökar i större grupper eftersom individen kan undvika kostnaderna av jakten. Är bytet så litet att endast den som dödat det kan få näring av det, finns det ingen anledning att försöka ta bytet (Packer & Ruttan, 1987). Det är ofta en hona som börjar jaga, övriga honor står inför dilemmat om de ska delta i jakten eller inte. Deltar de i jakten finns det risk för skada men en gemensam jakt lyckas troligtvis bättre och skulle den ensamma honan lyckas med jakten har flockmedlemmarna möjlighet att få en gratis måltid (Packer & Pusey, 1997).

När lejon jagar i grupp omringar några honor bytet, dessa kallas "vingar", resterande honor kallas för "centrum" och de väntar på att bytet ska röra sig mot dem (Stander, 1991). Vingarna inleder ofta attacker mot bytesdjuret men oftast är det de andra honorna som dödar bytet under dess flykt. Honorna har ofta samma position vilket ökar jaktframgången. Honor som agerar "centrum" brukar vara både större, tyngre och äldre än "vingarna". Jaktframgången ökar med gruppstorleken och majoriteten av de lyckade jakterna sker genom bakhåll eller att springa en kort sträcka mot bytet. Skadefrekvensen för honor under jakten är låg. Vanligtvis sker själva dödandet av bytet av en hona genom kvävning och ofta börjar övriga lejonhonor äta på bytet innan det är dött (Stander, 1991). Hanarna ger ungarna förtur till kadavret genom att hålla honorna borta (Wittenberger, 1980). Upp till 10 månaders ålder kräver ungarna skydd av sin fader för att överleva (Pusey & Packer, 1987).

Lejonen betar sig olika åt beroende på tillgången till föda. Finns det gått om bytesdjur äter de endast delvis upp bytet. Vid födobrist svälter ungarna eftersom födointaget är mest relevant för honorna. Under dessa förhållanden är lejonen inte kräsna med sina bytesdjur utan kan i princip äta vad som helst. Vid födobrist är det optimalt att jaga ensam eller i grupp om fem eller sex för att kunna fälla en buffel (Packer *et al.*, 1990).

Lejonhanar är frekventa och duktiga jägare och tenderar att jaga ensamma i sina hanliga sammanslutningar (Funston *et al.*, 1998). Honan jagar framförallt de vanligaste medelstora hovdjuren såsom gnu och zebra och hanars främsta byte är buffel. Hanars jaktbeteende är inte lika studerat som honornas, de får främst sin föda från lejonhonornas byten eller andra predatorers byten. Undantaget är dock då de jagar stora djur exempelvis buffel, då kan de hjälpa honorna eller jaga bufflarna ensamma. Om honorna äter från andras byten är det främst från leopardens (Funston *et al.*, 1998).

DISKUSSION

Efter att ha gått igenom litteratur kan jag konstatera att det finns olika teorier om varför lejon lever i flock. Det finns vissa som huvudsakligen menar att samarbetet orsakas av gruppjakten (Coulson, 2007) medan andra anser att flockbeteendet beror på den ökade reproduktionsframgången (VanderWaal *et al.*, 2009). I studierna jag har läst har författarna haft olika fokus på vad som är viktigaste orsaken till flockbeteendet men alla var överens om att det finns många fördelar med att leva i grupp. Att inte alla kattdjur gör det tyder dock på att det även finns nackdelar med grupplivet.

Enligt Wildt med flera (1987) är det födelse, död, emigration och övertaganden av icke bosatta hanar som påverkar flocksammansättningen mest. En annan möjlig orsak som påverkar antalet gruppmedlemmar är släktskapsselektion (Rodman 1981). Då olika studier belyser olika faktorer är det svårt att dra slutsatser om vad som påverkar gruppstorleken mest. Enligt VanderWaal med kollegor (2009) har också miljön en avgörande roll för gruppstorleken. Min uppfattning är att alla faktorerna kan påverka gruppstorleken på olika sätt men också ha en samverkande effekt. Om det råder ogynnsamma miljöförhållanden kommer troligtvis lejonpopulationen att påverkas negativt av detta. Vid födobrist är det fler lejon som svälter och lejonpopulationen kommer att minska (Packer *et al.*, 1990). Färre lejon kommer i sin tur att innebära att fler lejonhonor kan stanna i sina flockar utan att de blir för stora (Hanby & Bygott, 1987). Ytterligare en orsak som påverkar flockstorleken är reviret, är det av bra kvalité kommer flocken att vara större än i mindre bra revir (VanderWaal *et al.*, 2009). Jag tror att det beror på att ökningen inte påverkar reproduktionsframgången negativt, finns det tillräckligt med föda, skyddsområden och viloplatsar är lejonhonorna troligtvis välmående och kan ta hand om sina ungar (Packer *et al.*, 2005).

Det har varit svårt att avgöra hur en optimal grupp ser ut eftersom det är flera faktorer som spelar in och den ser olika ut för olika individer. Eftersom lejon lever i flock av olika anledningar kan även den optimala gruppen vara olika stor beroende på vilken faktor man utgår ifrån. Honornas reproduktiva framgången är som störst i grupper bestående av 3-6 honor på de öppna gräsyterna och 3-11 i skogsmarker (VanderWaal *et al.*, 2009) och jag tycker därför att de kan ses som optimala ur reproduktionssynpunkt. Mycket små och mycket stora flockar utsätts i större grad för hanliga övertaganden och har en högre dödlighet och sämre reproduktionsframgång vilket kan förklaras med att risken för infanticid ökar (Mosser & Packer, 2009). I skogsområden har lejon en mer jämn tillgång på större bytesdjur under året jämfört med gräsmarker (VanderWaal *et al.*, 2009) vilket kan förklara varför flocken kan vara större i skogsområden. Andra förklaringar till att gruppstorleken ökar i skogsområden tror jag kan bero på att det finns mer skydd där jämfört med ett öppet landskap vilket troligtvis förbättrar ungarnas överlevnadschanser. Eftersom majoriteten av de lyckade jakterna sker genom bakhåll (Stander, 1991) borde även jaktframgången vara större i skogsmarker eftersom det finns mer buskage där vilket leder till att de inte blir upptäckta av bytesdjuren.

Ser man istället till födoeffektiviteten är den optimala gruppen enligt Rodman (1981) att leva i par, men detta är inte alla överrens om. Houston med flera (1988) menar födotillgängligheten avgör gruppstorleken vid jakt. De anser även att lejon som jagar i zebrior i grupper bestående av sex individer har bättre chans att döda sina byten jämfört med ett jaktpar men vid födobrist kommer gruppstorleken att minska (Houston *et al.*, 1988). Jag tror att en viktig orsak till jaktframgången är gruppdynamiken och deras samarbetsförmåga. Jag anser inte att en större grupp behöver ha bättre jaktframgång eftersom det då finns fler individer som kan begå misstag och förstöra jakten. Har gruppen ingen strategi för jakten är sannolikheten troligtvis stor att de misslyckas med den. Har däremot två individer alltid jagat tillsammans och har en god relation till varandra förmodar jag att det i vissa fall kan vara mer framgångsrikt. Vid stora bytesdjur å andra sidan underlättar det om jaktgruppen är större (Mosser & Packer, 2009). Fungerar samarbetet i en stor grupp bra kan jag hålla med Houston med flera (1988) att det ökar chanserna att fälla bytet. De menar också att två lejon inte kan konsumera en hel zebra innan kadavret hinner ruttna och därför kommer mycket kött gå förlorat (Houston *et al.*, 1988). Om det är två individer som lever permanent i par kan jag medge att detta stämmer men ingår de i en större flock är jag inte beredd att hålla med. Enligt Scheel och Packer

(1991) har alla lejonhonor samma tillgång till bytet oavsett vem som har dödat det och därför tror jag snarare att de skulle få för lite kött per individ av en zebra.

Socialiteten möjliggör även samarbete för att försvara byten samt att kunna ta byten från andra rovdjur (Wittenberger, 1980). I studier har man sett att jaktframgången ökar något vid ökad jaktgruppsstorlek trots detta är den sociala grupperingen inte helt kopplad till ökat födointag. Vid födobrist är det optimalt att jaga ensam eller i grupper med minst fem individer (Mosser & Packer, 2009). Om en jaktgrupp endast lyckas fälla ett byte per jakt överväger det vanligen inte fördelarna med att jaga ensam (Schmidt & Mech, 1997). I studier har man sett att lejon jagar i grupper som inte är optimala för deras födointag. Förklaringen till det kan vara att de även jagar ensamma, i par eller grupp vid andra tillfällen som inte registrerats i studien. Det skulle förklara att de inte svälter och varför de kan jaga i för stora grupper ibland. En annan sak att ta hänsyn till är de värden man använder sig av för att beräkna lejonens minimumintag, en möjlig orsak kan vara att man har överskattat lejonens minimumbehov (Rodman, 1981).

För vargar finns det enligt Schmidt och Mech (1997) olika optimala flockstorlekar beroende på vilket bytesdjur de jagar. Däremot fann de inga samband mellan ökad flockstorlek och ökat foderintag, utan snarare tvärtom. Deras förklaring att vargar lever i flock är släktskapsselektion, de flesta vargar lever i par tillsammans med sina avkommor. Genom att ta med de unga på jakt får de den erfarenhet de behöver för att överleva efter att de lämnat flocken (Schmidt & Mech, 1997). Hos vargar kan man se att bytet blir ojämnt fördelat över flockmedlemmarna och även den individuella investeringen, som ett resultat av hierarkin i den sociala organisationen (Ruch, *et al.*, 2014). Enligt Abell med flera (2013) är medlemmarna i lejonflocken hjälpsamma mot varandra på grund av fördelarna med direkt- och indirekt fitness (Abell *et al.*, 2013). Eftersom lejon inte har någon tydlig hierarki som vargarna kan jag hålla med att de är mer samarbetsbenägna men dock tror jag att är ur ett själviskt perspektiv eftersom de får stora fördelar av den inkluderande fitnessen. Något som talar mot detta är att Packer med flera (1990) har observerat att lejonhonor från olika flockar kan dela på ett byte om det finns tillräckligt mycket kött (Packer *et al.*, 1990). Eftersom man inte vet om det är besläktade flockar är svårt att avgöra om de gör det på grund av inkluderande fitness eller enbart är hjälpsamma mot individer av samma art. En annan möjlig förklaring är att konsekvenserna av försvara bytet blir större än att dela med sig om det faktiskt räcker till alla.

Hos sociala däggdjur uppfostras unga honor inom gruppen och de kan sällan gå med i en optimal grupp utan att behöva lämna födelsegruppen (Wittenberger, 1980). Sibly (1983) menar att grupper runt optimal storlek är instabila och tenderar därför att öka i storlek (Sibly, 1983). Flera studier visar även att unga lejon tenderar att stanna i flocken när den är omgiven av obesläktade grannar (VanderWaal *et al.*, 2009). Att lämna gruppen innebär en risk för överlevnaden vilket måste övervägas innan lejonen väljer sin strategi (Wittenberger, 1980). Att de väljer att stanna i flocken kan vara orsaken till att vissa grupper är större än det optimala. En möjlighet för att lösa problemet är att den stora gruppen splittras (Wittenberger, 1980). Det optimala vore att minst tre unga honor lämnade flocken för att öka sin reproduktionsframgång (Ranta & Kaitala, 2005). Det medför också att ursprungsflocken inte blir alltför stor vilket ökar flockmedlemmarnas reproduktionsmöjligheter vilket även påverkar de emigrerande honornas inkluderande fitness. Trots detta är det många flockar som är större än det optimala (Rodman, 1981) vilket jag tror kan förklaras med som tidigare nämnts:

släktskapsselektion eller en bra omgivande miljö. Genom att leva tillsammans med nära släktingar i ett revir av hög kvaité anser jag att flocken har de bästa förutsättningarna för att leva i en icke-optimal grupp. Det har också visats att vissa grupper lämnar sina flockar trots att de fortfarande är optimala (Pusey & Packer, 1987). Möjliga anledningar till detta är att de vill undvika inavel om fadern fortfarande finns i flocken eller så beror det på att flocken har tagits över av en ny hangrupp som jagat bort dem, om de är för unga för att fortplanta sig (Pusey & Packer, 1987). Stannar de i flocken finns risken att de blir dödade och därför tycker jag det är bättre att lämna flocken även om det sker i en suboptimal grupp.

Spridning från den ursprungliga flocken skiljer nära släktingar från varandra vilket minskar inaveln och det finns många djurarter som använder sig av denna strategi. Man vet dock inte om det är utvecklat för att undvika inavel eller om det kan vara resultatet av konkurrens om resurser eller intrasexuell konkurrens (Pusey & Wolf, 1996). Misslyckade parningsval är allvarigare för honor eftersom de har svårare att ersätta den förlorade reproduktionsinsatsen (Wittenberger, 1980). Jämför man antalet avkommor mellan honor och hanar tror jag att hanar kan få fler avkommor eftersom de kan ha flera kullar samtidigt. Honor har enbart en kull som hon beskyddar och investerar allt på, därför är det mycket viktigare för honorna att alla ungar överlever jämfört vad det är för hanarna, som har råd att förlora några. För hanar är den reproduktiva framgången linjärt kopplat till ökad gruppstorlek, stora sammanslagningar av hanar har större chans att ta över en flock och hålla sig kvar i den under en längre tid och därmed få tillgång till fler honor per hane (Packer et al, 1991). Enligt Bygott med flera (1979) finns det ingen hierarki inom hangrupper utan alla får para sig i samma utsträckning. Andra studier visar att med ökat antal i de hanliga flockarna blir reproduktionsframgången väldigt skev (Packer *et al.*, 1991) och därför är släktskap mycket viktigt även för hanar i stora grupper.

Det har gjorts studier som visat att det sociala systemet kan variera och därmed skilja sig från den vanliga strukturen. I Kalahariöknen har man observerat honor som flyttat sig mellan flockar och en lägre frekvens av hanar som stannar med honorna. Möjliga faktorer till variationen av den sociala strukturen tros vara färre och mindre bytesdjur under torrperioden (Yamazaki, 1997). Att honorna flyttar sig mellan flockar tror jag skulle kunna förklaras med att de har släktingar i den andra flocken men fler studier borde göras inom detta område. Andra studier har visat att lejon inte samarbetar i samma utsträckning som man tidigare trott (Heinsohn & Packer, 1995). När ett byte är svårt att fånga jagar de i grupp vilket de inte gör om bytet är relativt enkelt att fånga. Det är väldigt individuellt hur mycket lejonen samarbetar vissa honor samarbetar ovillkorligt medan andra enbart gör det när det behövs (Heinsohn & Packer, 1995).

Sammanfattningsvis tycker jag att studierna visar att gruppstorleken är en kompromiss av både reproduktionsframgång och jaktframgång. Den optimala gruppstorleken påverkas också av omgivningens förhållanden och skiljer sig även mellan individer (VanderWaal *et al.*, 2009). Lejon lever ofta i större grupper än det optimala (Rodman, 1981) men eftersom de lever tillsammans med nära släktingar är det troligt att de ändå har fördelar av samarbetet tack vare den inkluderande fitnessen. De flesta studier som har gjorts på lejon är observationsstudier gjorda i Serengeti och vissa är 40 år gamla (Haas *et al.*, 2005). Med fler och nyare studier skulle det vara möjligt att dra bättre slutsatser gällande hela lejonpopulationen.

LITTERATURFÖRTECKNING

- Abell, J., Kirzinger, M. W. B., Gordon, Y., Kirk, J., Kokes, R., Lynas, K., Mandinyenya, B., Youldon, D. (2013) A social network analysis of social cohesion in a constructed pride: implications for ex situ reintroduction of the African lion (*Panthera leo*), *Plos One*, 8: e82541
- Bauer, H., De Iongh, H., Di Silvestre, I. (2003) Lion (*Panthera leo*) social behaviour in the west and central African savannah belt, *Mammalian Biology*, 68: 239-243
- Breed, M. D., Moore, J. (2011) *Animal Behaviour*, Burlington: Academic Press, kap 14 s 405
- Bygott, J. D., Bertram, B. C. R., Hanby, J. P. (1979) Male lions in large coalitions gain reproductive advantages, *Nature*, 282: 839- 841
- Coulson, T. (2007) Group living and hungry lions, *Nature*, 449: 996- 997
- Díaz-Muñoz, S. L., DuVal, E. H., Krakauer, A. H., Lacey, E. A. (2014) Cooperating to compete: altruism, sexual selection and causes of male reproductive cooperation, *Animal Behaviour*, 88: 67-78
- Funston, P. J., Mills, M. G. L., Biggs, H. C., Richardson, P. R. K. (1998) Hunting by male lions: ecological influences an socioecological implications, *Animal Behaviour*, 56: 1333-1345
- Grinnell, J., McComb, K. (2001) Roaring and social communication in African lions: the limitations imposed by listeners, *Animal Behaviour*, 62: 93-98
- Grinnell, J., Packer, C., Pusey, A. (1995) Cooperation in male lions: kinship, reciprocity or mutualism? *Animal Behaviour*, 49: 95-105
- Haas, S. K., Hayssen, V., Krausman, P. R. (2005) *Panthera leo*, *Mammalian Species* 762: 1-11
- Handby, J. P., Bygott, J. D. (1987) Emigration of subadult lions, *Animal Behaviour*, 35: 161-169
- Heinsohn, R., Packer, C. (1995) Complex cooperative strategies in group-territorial African lions, *Science*, 269: 1260- 1262
- Houston, A., Clark, C., McNamara, J., Mangel, M. (1988) Dynamic models in behavioural and evolutionary ecology, *Nature*, 332: 29-34
- Kilian, P. J., Bothma, J. du P. (2003) Notes on the social dynamics and behaviour of reintroduced lions in the Welgevonden private game reserve, *South African Journal of Wildlife Research*, 33: 119-124
- Kissui, B. M., Packer, C. (2004) Top-down populaion regulation of a top predator: lions in the Ngorongoro Crater, *The Royal Society*, 271: 1867-1874
- Mosser, A., Packer, C. (2009) Group territoriality and the benefits of sociality in the African lion, *Panthera leo*, *Animal Behaviour*, 78: 359-370
- Munson, L., Terio, K., Kock, R., Mlengeya, T., Roelke, M. E., Dubovi, E., Summers, B., Sinclair, A. R. E., Packer, C. (2008) Climate extremes promote fatal co-infections during canine distemper epidemics in african lions, *Plos One*, 3: e2545
- Ovesen, J. (2015) *Reciprocitet*. <http://www.ne.se/uppslagsverk/encyklopedi/l%C3%A5ng/reciprocitet> [2015-04-09]
- Packer, C., Gillbert, D. A., Pusey, A. E. (1991) A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in African lions, *Nature*, 351: 562-565
- Packer, C., Hilborn, R., Mosser, A., Kissui, B., Borner, M., Hopcraft, G., Wilmschurst, J., Mduma, S., Sinclair, A. R. E. (2005) Ecological change, group territoriality, and population dynamics in Serengeti lions, *Science*, 307: 390-393

- Packer, C., Scheel, D., Pursey, A. E. (1990) Why lions form groups: food is not enough, *The American Naturalist*, 136: 1-19
- Packer, C., Pusey, A. E., Rowley, H., Gilbert, D. A., Martenson, J., O'Brien, S.J. (1991) Case study of a population bottleneck: lions of the Ngorongoro Crater, *Conservation Biology*, 5: 219- 230
- Packer, C., Ruttan, L. (1987) The evolution of cooperative hunting, *The American Naturalist*, 132: 159-198
- Packer, C., Pusey, A. E. (1997) Divided we fall: cooperation among lions, *Scientific American*, 276: 52-59
- Pusey, A. E., Packer, C. (1987) The evolution of sex- biased dispersal in lions, *Behaviour*, 101: 275-310
- Pusey, A., Wolf, M. (1996) Inbreeding avoidance in animals, *Tree*, 11: 201-206
- Ranta, E., Kaitala, V. (2005) A leap for lion populations, *Science*, 307: 365-366
- Rodman, P. S. (1981) Inclusive fitness and group size with a reconsideration of group size in lions and wolves, *The American Naturalist*, 118: 275-283
- Ruch, J., Herberstein, M. E., Schneider, J. M. (2014) Families hunt more successfully: effect of group composition on hunting and communal feeding, *Animal Behaviour*, 91: 171-178
- Scheel, D., Packer, C. (1991) Group hunting behaviour of lions: a search for cooperation, *Animal Behaviour*, 41: 697-709
- Schmidt, P. A., Mech, L. D. (1997) Wolf pack size and food acquisition, *The American Naturalist*, 150: 513-517
- Sibly, R. M. (1983) Optimal group size is unstable, *Animal Behaviour*, 31: 947-948
- Spong, G., Stone, J., Creel, S., Björklund, M. (2002) Genetic structure of lions (*Panthera leo* L.) in the Selous game reserve: implications for the evolution of sociality, *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 945-953
- Stander, P. E. (1991) Cooperative hunting in lions: the role of the individual, *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 29: 445-454
- Säll, T., Mandahl, N. (2015) *Inavel*. <http://www.ne.se/uppslagsverk/encyklopedi/l%C3%A5ng/inavel> [2015-04-09]
- Trinkel, M., Ferguson, N., Reid, A., Somers, M., Turelli, L., Graf, J., Szykman, M., Cooper, D., Haverman, P., Kastberger, G., Packer, C., Slotow, R. (2008) Translocation lions into an inbred lion population in the Hluhluwe-iMfolozi Park, South Africa, *Animal Conservation*, 11: 138-143
- Ulfstrand, S. (2015) *Fitness*. <http://www.ne.se/uppslagsverk/encyklopedi/l%C3%A5ng/fitness> [2015-03-19]
- Ulfstrand, S. (2015) *Mutualism*. <http://www.ne.se/uppslagsverk/encyklopedi/l%C3%A5ng/mutualism> [2015-04-09]
- VanderWaal, K. L., Mosser, A., Packer C. (2009) Optimal group size, dispersal decisions and postdispersal relationships in female African lions, *Animal Behaviour*, 77: 949-954
- Werdelin, L., Ebenhard, T. (2015) *Lejon*. <http://www.ne.se/uppslagsverk/encyklopedi/l%C3%A5ng/lejon> [2015-02-05]

Wildt, D. E., Bush, M., Goodrowe, K. L., Packer, C., Pusey, A. E., Brown, J. L., Joslin, P., O'Brien, S. J. (1987) Reproductive and genetic consequences of founding isolated lion populations, *Nature*: 329: 328- 331

Wittenberger, J. F. (1980) Group size and polygamy in social mammals, *The American Naturalist*, 115: 197-222

Yamazaki, K. (1996) Social variation of lions in a male-depopulated area in Zambia, *The Journal of Wildlife Management*, 60: 490- 497